

VULNERABILIDAD AL CAMBIO GLOBAL DE UNA PLANTA CLAVE EN EL ECOSISTEMA DE ALTA MONTAÑA DEL CONO DEL TEIDE

JAUME SEGUI¹, MARTA LÓPEZ-DARIAS², ANTONIO J. PÉREZ³, MANUEL NOGALES⁴,
VICENTE SOLER⁵, ANNA TRAVESSET⁶

RESUMEN

Los ecosistemas de alta montaña, y en especial los de islas oceánicas, constituyen uno de los ambientes más aislados y únicos del planeta, albergando una biota muy particular especialmente vulnerable al cambio climático y a otras perturbaciones como la presencia de especies invasoras. Por ello hemos seleccionado la planta que vive a mayor altitud de España, la violeta del Teide (*Viola cheiranthifolia*), endémica del Parque Nacional del Teide (Tenerife), para estudiar cómo responde la especie, tanto a nivel de comunidad (estudiando cómo se integra en la red de polinización del Teide) como a nivel específico (tamaño, producción de flores, y éxito reproductivo), a lo largo de un gradiente altitudinal (2400 m - 3500 m). Por otra parte, hemos cuantificado cómo esta planta se puede ver influenciada por la herbivoría de un mamífero invasor en el parque, el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*). Los resultados muestran que *V. cheiranthifolia* se encuentra adaptada a unos suelos pobres en materia orgánica y fósforo, y a unas oscilaciones de temperatura muy importantes tanto a lo largo del día como del año. A pesar de su amplia distribución altitudinal, la violeta del Teide parece capaz de adaptarse a un claro contraste de condiciones abióticas (temperatura) y bióticas (abundancia de polinizadores y especies entomófilas acompañantes). De hecho, no se aprecia limitación alguna de polen ni diferencias importantes en el éxito reproductivo a lo largo del gradiente altitudinal debido en parte a mecanismos compensatorios, como el aumento con la altitud del grado de autogamia y del número de óvulos por flor. A pesar de ello, la especie se encuentra fuertemente amenazada por el gran impacto que ejerce la herbivoría por conejos sobre su abundancia y éxito reproductivo. Recomendamos de manera urgente la reducción del efecto de estos herbívoros en todas las poblaciones de esta especie emblemática del Parque.

¹ Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, IMEDEA (CSIC-UIB), Miquel Marqués, 21, 07190 Esporles, Mallorca.

² Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, IMEDEA (CSIC-UIB), Miquel Marqués, 21, 07190 Esporles, Mallorca. Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (CSIC-IPNA), Av Astrofísico Sánchez, 3, 38206 San Cristóbal de la Laguna, Tenerife.

³ Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (CSIC-IPNA), Av Astrofísico Sánchez, 3, 38206 San Cristóbal de la Laguna, Tenerife.

⁴ Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (CSIC-IPNA), Av Astrofísico Sánchez, 3, 38206 San Cristóbal de la Laguna, Tenerife. Email: mnogales@ipna.csic.es

⁵ Instituto de Productos Naturales y Agrobiología (CSIC-IPNA), Av Astrofísico Sánchez, 3, 38206 San Cristóbal de la Laguna, Tenerife.

⁶ Institut Mediterrani d'Estudis Avançats, IMEDEA (CSIC-UIB), Miquel Marqués, 21, 07190 Esporles, Mallorca. Email: atraveset@imedea.uib-csic.es. Teléfono: 971 611 718.

Palabras clave: Gradiente altitudinal, Islas Canarias, ecología reproductiva, ecosistemas de alta montaña, especies invasoras, *Viola cheiranthifolia*.

VULNERABILITY TO GLOBAL CHANGE OF A KEY SPECIES AT THE SUMMIT ECOSYSTEM OF THE TEIDE'S STRATOVOLCANO

ABSTRACT

High mountain ecosystems, and particularly from oceanic islands, constitute some of the most isolated ecosystems on earth, with a particular biota and vulnerability to climate changes and disturbances, such as the presence of introduced species. We selected the highest growing plant of Spain, *V. cheiranthifolia*, an endemism from the Teide's volcano (Tenerife), to study how it responds along its altitudinal gradient (2400 m - 3718 m), both at community level (studying the pollination networks along the altitudinal gradient), and at a specific level (plant size, floral display and reproductive success of *V. cheiranthifolia*). Moreover, we want to assess how this violet is influenced by the presence of invasive herbivores in the Park, mainly rabbits. Despite the increasingly adverse environmental conditions along the gradient, the plant showed no pollen limitation with altitude nor relevant differences in the reproductive success, which is attributed to the increase in self-pollination levels and to a higher ovule number in the highest locality. Plant fitness and abundance is, however, extremely reduced owing to the presence of introduced rabbits in the area. We argue that only by urgently minimizing the effects of invasive herbivores by effective control campaigns can this ecosystem be restored to the most natural state possible.

Keywords: Altitudinal gradient, Canary Islands, reproductive ecology, summit ecosystems, invasive species, *Viola cheiranthifolia*.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de montaña son importantes centros de biodiversidad mundial (MYERS *et al.*, 2000; KÖRNER & SPEHN 2002; KÖRNER 2004; MOLAU 2004), debido al aislamiento geográfico de muchas montañas, al haber servido de refugio durante cambios ambientales y climáticos del pasado, además de a la gran cantidad de hábitats que presentan a lo largo de los gradientes altitudinales. Son considerados sistemas frágiles (WATSON & HAEBERLI 2004) y amenazados, especialmente por el cambio climático que está experimentando el planeta (IPCC 2007). En las últimas dos décadas, se ha documentado una no-

table pérdida de biodiversidad en muchos sistemas montañosos del mundo, especialmente en los alpinos (FOSTER 2001; YANG & XU 2003; KLEIN *et al.*, 2004; PAULI *et al.*, 2012). Aparte de los efectos del cambio climático (aumentos en la temperatura, cambios en los regímenes de acumulación de nieve y posterior deshielo), estos ecosistemas se enfrentan en la actualidad a otras importantes amenazas como las especies invasoras (que resultan particularmente dañinas en zonas aisladas como las partes altas de las montañas), el riesgo de deriva genética e «inbreeding» debido al reducido tamaño poblacional de muchas especies, y a otro largo etcétera de factores, que hace de los ecosistemas de montaña unos sistemas de alerta

temprana frente al cambio global y, simultáneamente, unos reservorios muy valiosos de biodiversidad en su sentido más amplio.

Los distintos escenarios propuestos de cambio climático para el siglo *xxi* predicen, de forma consistente, una reducción de los hábitats de alta montaña, con la consecuente pérdida regional de muchas especies que habitan en estos ecosistemas (THUILLER *et al.*, 2005; ENGLER *et al.*, 2011). En las regiones montañosas de Europa, por ejemplo, el cambio climático está teniendo un efecto incluso más profundo que lo que se anticipó inicialmente, ya que recientemente se ha estimado que algunas especies de plantas desaparecerán en el transcurso de unas pocas décadas (GOTTFRIED *et al.*, 2012). Las evidencias científicas más recientes sobre el efecto del calentamiento global en los ecosistemas de alta montaña apuntan contundentemente a que provocará que las especies más adaptadas al frío vean mermadas sus poblaciones y que aquéllas más adaptadas a condiciones cálidas incrementen su número (GOTTFRIED *et al.*, 2012). Además, los rangos de distribución de las especies adaptadas a los climas fríos de la alta montaña podrían trasladarse progresivamente a mayores altitudes (PAULI *et al.*, 2012). Obviamente, esta pérdida de especies es especialmente preocupante cuando afecta a ecosistemas de montaña que albergan una gran proporción de endemismos.

Las interacciones positivas entre organismos de distinto nivel trófico, tales como las interacciones de polinización, suponen un componente importante de la funcionalidad de los ecosistemas y constituyen la base de la llamada «arquitectura de la biodiversidad» (BASCOMPTE *et al.*, 2003). Considerando los relativamente escasos estudios existentes sobre interacciones planta-polinizador en ecosistemas de alta montaña, en la actualidad sabemos que la diversidad y abundancia de polinizadores es más limitada que en zonas de altitudes inferiores (ARROYO *et al.*, 1982, 1985; KEARNS 1992; KEARNS & INOUE 1994; GÓMEZ &

ZAMORA 1999), que su tasa de visita es también más baja (ERIKSEN *et al.*, 1993; KASAGI & KUDO 2003) y que, en general, son poco eficientes. Ese patrón es consecuencia de las extremas y cambiantes condiciones climatológicas típicas de la alta montaña (MCCALL & PRIMARCK 1992; BERGMAN *et al.*, 1996), que hace que haya una gran variabilidad en la abundancia y en la identidad de los polinizadores, tanto en el espacio como en el tiempo (GÓMEZ & ZAMORA 1999).

Dado que la mayoría de las angiospermas depende en mayor o menor medida de la actividad de los polinizadores para su reproducción, las plantas con flores en los ecosistemas de montaña podrían ser especialmente susceptibles a cualquier tipo de perturbación que se produzca en ellos. La extirpación de polinizadores importantes, o de plantas clave en la comunidad, puede tener un efecto muy relevante sobre el funcionamiento de un ecosistema y, por tanto, es crucial preservar estas interacciones mutualistas (ej. KEARNS *et al.*, 1998; LOSEY & VAUGHAN 2006). En los ecosistemas de alta montaña, principalmente debido a su baja accesibilidad, existe relativamente escasa información sobre la dependencia que tienen las plantas de los polinizadores, y mucha menos, por no decir ninguna, del impacto que puede tener la desaparición de las especies «clave» para la comunidad. En dichos ambientes, las bajas temperaturas, las cortas estaciones de crecimiento y los fuertes vientos son los principales factores que determinan que la disponibilidad de polinizadores sea menor y menos predecible en el espacio y en el tiempo, en comparación con otros ambientes más favorables localizados a menores altitudes (ARROYO *et al.*, 1982, 1985; GÓMEZ *et al.*, 1996; TORRES-DÍAZ *et al.*, 2007). Esto conlleva, a su vez, consecuencias ecológicas y evolutivas para las plantas que dependen de ellos. Por un lado, una menor disponibilidad de polen puede provocar una limitación en la producción de semillas (GARCÍA-CAMACHO & TOTLAND 2009). Por otro lado, una menor diversidad y una mayor variación en la disponibilidad

de polinizadores podrían también promover una menor proporción de interacciones específicas planta-polinizador. Del mismo modo, la escasez de polinizadores podría promover cambios en el sistema reproductivo de las plantas; para evitar una alta dependencia de ellos, éstas podrían hacerse autocompatibles y/o aumentar sus niveles de autogamia, aunque eso conlleve una reducción en la variabilidad genética de sus poblaciones (JARNE & CHARLESWORTH 1993).

Urge, por tanto, obtener más datos sobre estos ecosistemas en distintas zonas del mundo para poder corroborar todas estas hipótesis. Además, en las islas oceánicas en particular, las áreas de alta montaña representan uno de los ecosistemas más aislados y únicos del mundo (STEINBAUER et al., 2012), con una alta tasa de endemidad, y una particular vulnerabilidad al cambio climático y a las perturbaciones en general. En este estudio hemos escogido la comunidad del estratovolcán del Teide (Tenerife), y en particular la violeta del Teide (*Viola cheiranthifolia*), la planta que vive a mayor altitud en España (2400 m - 3718 m), para: (a) determinar la estructura y fragilidad de la red de polinización del hábitat alpino en el cual se encuentra, comprendido entre los 2400 m y los 3718 m s. n. m, (b) estudiar la biología reproductiva de esta especie vegetal (grado de autogamia, polinización y limitación de polen) a lo largo de su distribución altitudinal y (c) cuantificar cómo afecta la herbivoría, mediante el uso de exclusiones, al desarrollo y abundancia de esta planta.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especie objetivo y caracterización del área de estudio

La violeta del Teide (*V. cheiranthifolia*) es una planta perenne endémica del Parque Nacional del Teide. Es la planta más dominante e importante de la comunidad vegetal del pico de El Teide. El estratovolcán (3718 m; 28°16'15"N 16°38'21"O)

presenta el típico ambiente árido y xérico de las zonas alpinas sub-tropicales (LEUSCHNER 2000). El pico de El Teide (El Pico, a partir de ahora) tiene una precipitación anual de 146 mm y una temperatura media de 4.2°C (periodo 1989-1992, ICONA: en GIEGER & LEUSCHNER 2004). Las poblaciones más destacadas de la violeta del Teide se encuentran a lo largo del estratovolcán; principalmente Montaña Blanca, El Pico y Pico Viejo, en altitudes que van de los 2400 m (Montaña Rajada) hasta el mismo cráter del pico del Teide (3718 m), aunque también se encuentran algunas poblaciones en los picos más altos del anfiteatro de Las Cañadas del Teide (Guajara; 2715 m, Pasajirón; 2531 m). La especie habita en suelos pobres y ligeramente ácidos (pH: 6-7), en pisos de ceniza volcánica con *lapilli* o piedra pómez, así como en laderas rocosas. La planta se eleva entre 3 y 6 cm, presentando hojas ovaladas, alternas y pubescentes, para hacer frente a la alta insolación. La especie produce flores casmógamas principalmente desde finales de abril hasta principios de julio (aunque la fenología de la floración puede variar según los años, habiéndose observado flores desde mediados y finales de invierno). Las flores se desarrollan en pedúnculos de 6-10 cm de largo; éstas permanecen abiertas aproximadamente 10 días, siendo blancas durante las primeras 24-48 horas después de la antesis, pasando después a malva-violeta. Éstas presentan un espón corto (9 mm de largo), produciendo una pequeña cantidad de néctar. De acuerdo con el síndrome de dispersión del género *Viola*, descrito por BEATTIE & LYONS (1975), *V. cheiranthifolia* presenta la típica diplocoría, con eyección explosiva de las semillas (dispersión balística), y con la presencia de una pequeña carúncula (elaiosoma) permitiendo la post-dispersión por hormigas (mirmecocoría). A pesar de ello, no se ha observado ninguna post-dispersión por hormigas.

El trabajo de campo se llevó a cabo durante 4 años (2012-2015). Para este estudio se seleccionó un gradiente altitudinal a lo largo de cuatro localidades de *V. cheiranthifolia*, separadas

entre sí de 200 a 600 m y ubicadas en la misma vertiente del volcán para evitar las posibles diferencias ambientales debidas a la orientación: Montaña Rajada (2400 m), Montaña Blanca (2700 m), Refugio de Altavista (3300 m), y La Rambleta (3500 m) (Figura 1a).

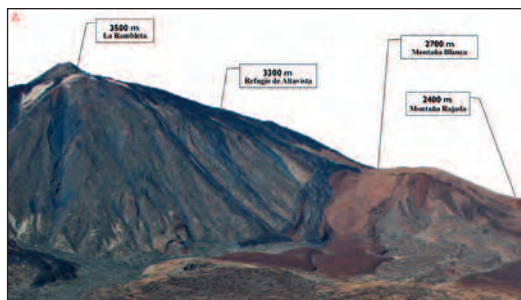


Fig. 1a. Localidades de estudio seleccionadas en la vertiente SE del estratovolcán del Teide.

Para caracterizar las condiciones microclimáticas y edáficas de cada una de las localidades altitudinales de la violeta, se instalaron en cada una de ellas registradores de temperatura y humedad, situados a 1 m de altura del suelo. Además, se colectaron muestras de suelo (3 réplicas por localidad) para analizar la composición de nutrientes y se tomaron medidas puntuales de humedad con un sensor de suelo en la base de 7-11 individuos de violeta por localidad. Los registradores de temperatura se instalaron desde abril de 2014 hasta abril de 2015 con el fin de recopilar un año completo de observaciones.

Recambio altitudinal en la dinámica de la red de polinización de *V. cheiranthifolia*

Para la realización de la red de polinización de toda la comunidad vegetal presente en las cuatro localidades a lo largo del gradiente altitudinal se realizaron sendos censos de polinizadores entre el 15 de mayo y el 15 de agosto de 2014 y 2015, coincidiendo con la floración de las diferentes especies vegetales. Los censos se realizaron entre

las 9:00 y las 18:00 horas en días soleados y sin excesivo viento, condiciones óptimas para la actividad de los visitantes florales. Se acumularon un total de entre 7 y 8 horas de censo por localidad, especie vegetal y año, y se distribuyeron a lo largo de toda la floración para ampliar al máximo la posibilidad de detectar distintos visitantes florales. La duración de cada censo fue de 15 minutos, tiempo durante el cual el observador permanecía frente a la planta registrando todos los insectos que visitaban las flores, y siempre que fue posible, el número de flores visitadas. Dadas las peculiaridades de las redes de polinización en alta montaña, en las que el peso de la polinización es llevado a cabo por insectos no especializados en la polinización, se tuvo en cuenta cualquier insecto (himenópteros, dípteros, coleópteros y hemípteros, principalmente) que de forma activa o accidental pudiera transportar polen y con ello polinizar las diferentes especies. Se censaron todas las especies de plantas entomófilas presentes a lo largo del gradiente: diez en Montaña Rajada, ocho en Montaña Blanca, cuatro en El Refugio de Altavista y únicamente una, *V. cheiranthifolia*, en La Rambleta.

Éxito reproductor, grado de autogamia y limitación de polen a lo largo del gradiente altitudinal

Para evaluar la respuesta de *V. cheiranthifolia* a lo largo del gradiente, estudiamos en cada localidad el tamaño (máxima longitud y anchura por individuo) y la producción total de flores, en un total de 329 y 204 individuos marcados en 2012 y 2013, respectivamente. Para comparar el éxito reproductor en el gradiente, se cuantificó el cuajado de frutos (número de flores que producen frutos) y el cuajado de semillas (número de semillas por fruto) en 428 flores de un total de 106 individuos. No pudimos cuantificar el éxito reproductor de la población de la localidad a la menor altitud (2400 m) debido al bajo número de individuos reproductores presentes durante esos años, con 7 individuos reproductores.

res en 2012, y ninguno en 2013, por lo que dicha población se excluyó de los análisis comparativos reproductivos. Para estudiar la capacidad de autofecundación (autogamia) en el gradiente altitudinal, se embolsaron la mitad de los botones florales disponibles por individuo antes de la antesis de la flor mediante el uso de mallas de tela para excluir a los visitantes florales. Las flores control (abiertas a la polinización) de los mismos individuos permanecieron marcadas y sin embolsar. Debido a la alta florivoría sufrida, especialmente en 2012, finalmente también se usaron flores controles procedentes de individuos sin tratamiento. La autogamia se cuantificó en 2012 y en 2013, de un total de 126 flores embolsadas, procedentes de 53 individuos de 3 localidades altitudinales: 2700 m, 3300 y 3500 m (20, 15 y 18 individuos, respectivamente).

Para evaluar una posible existencia de limitación de polen, y si ésta se ve incrementada con la altitud, se añadió polen a la mitad de las flores disponibles por planta, dejando la otra mitad de las flores como controles. La adición de polen (AP) se llevó a cabo mediante el cepillado de las anteras de flores de 5-10 individuos procedentes de otra población diferente a la de la población tratamiento. Este procedimiento fue repetido dos veces mientras los estigmas estuvieron receptivos. La limitación de polen se cuantificó durante dos años consecutivos (2014 y 2015) en un total de 49 individuos localizados en tres localidades diferentes (23 individuos a 2700 m en 68 AP flores, 15 individuos a 3300 m en 29 AP flores, y 11 individuos a 3500 m en 44 AP flores).

En ambos casos (autogamia y limitación de polen), la variable respuesta fue el cuajado de frutos y de semillas. Para los cálculos del cuajado de semillas, se embolsaron los frutos una vez formados, para evitar así la pérdida de semillas durante la apertura de los mismos. Además, para comprobar si había diferencias en el número de óvulos por flor entre altitudes, colectamos 33 y 30 botones florales de 10 individuos a 2700 m y a 3500 m, respectivamente, durante 2015.

Para cada uno de los botones, se extrajo el gineceo con ayuda de una lupa y se contaron los óvulos por flor. Dada la escasa disponibilidad de botones florales en estas localidades durante ese año, no se colectaron botones procedentes de las localidades a 2400 m y 3300 m.

Efecto de la exclusión de herbívoros en *V. cheiranthifolia*

El efecto de la herbivoría en la violeta del Teide se cuantificó mediante: 1) el cálculo en cada localidad de la proporción de individuos afectados (total o parcialmente) por conejos (ramoneo de hojas, tallos y/o brotes) y el número de flores comidas por individuo durante 2012 (el consumo de flores fue observado por lagarto tizón, por saltamontes e indirectamente por conejos); y 2) por comparación durante 2013 de la densidad de plantas, su tamaño y algunos rasgos reproductivos entre 25 individuos presentes dentro y 35 fuera de un cercado de exclusión de herbívoros de 20 x 20 m localizado a 3500 m de altitud y que fue instalado por el Parque Nacional en 2009 (Figura 1b). Los individuos distribuidos fuera del cercado fueron considerados como controles, y estaban localizados a distancias comprendidas entre 5 y 90 m del cercado (Figura 1c).



Fig. 1b. Aspecto de un individuo de violeta del Teide situado dentro del cercado de exclusión de herbívoros (a 3500 m s. n. m.).



Fig. 1c. Imagen de un individuo situado a 3500 m pero fuera del cercado de exclusión.

Finalmente, también se exploró si el cercado de exclusión afectaba a la tasa de visitas de polinizadores por flor. Un total de 49 y 46 censos, de 15 minutos, se llevaron a cabo durante 2014 y 2015 dentro y fuera del cercado, respectivamente; los individuos seleccionados para los censos fuera del cercado se encontraban entre 5 m y 100 m de distancia del cercado.

Análisis estadístico

Todos los análisis se llevaron a cabo con el software libre paquete R (R Core Team, 2013). El tamaño, producción de flores por individuo, y el éxito reproductivo de la violeta del Teide fueron comparados entre las localidades altitudinales mediante el uso de modelos lineales mixtos (GLMM), con el tamaño, la producción de flores, y el cuajado de frutos y de semillas como variables dependientes, la altitud y el año como factores fijos, y el individuo como efecto aleatorio. Para evaluar los niveles de auto-polinización y de limitación de polen en *V. cheiranthifolia* entre localidades altitudinales, se utilizaron GLMM, considerando el cuajado de frutos y de semillas como variables dependientes, los tratamientos de polinización (autogamia y adición de polen) y la altitud como

factores fijos, y el año y el individuo como factores aleatorios. Para testar la influencia de 4 años de exclusión de herbívoros en el desarrollo de la planta, se compararon las cuatro variables estudiadas (variables dependientes; tamaño, producción de flores, y cuajado de frutos y de semillas) entre plantas dentro y fuera del cercado (factor fijo), usando el tamaño de la planta como covariable si era significativo en el modelo.

Usamos una distribución binomial para la variable respuesta cuajado de frutos, Poisson para el total de flores producidas (despliegue floral), el número de semillas por fruto y el número de óvulos producidos por flor, una distribución Gaussian para el tamaño de la planta y finalmente una distribución gamma para la tasa de visitas por flor (añadiendo una unidad a la tasa de visitas, para evitar los ceros en la variable respuesta). Utilizamos el criterio de información Akaike para seleccionar el mejor modelo mediante el uso del paquete MuMIn 1.15.6, con ΔAIC valores > 2 como indicadores de un modelo mejorado significativamente.

RESULTADOS

Información climatológica y edáfica

Los resultados de los análisis edáficos muestran en general unos suelos ácidos, muy pobres en materia orgánica y fósforo en todas las localidades (Tabla 1). En las zonas con presencia de fumarolas cabe destacar la presencia de grandes cantidades de ciertos elementos químicos -como aluminio, azufre, hierro y manganeso- y una alta acidez, que limitan el establecimiento de la violeta del Teide ($pH = 2-4$, > 200 ppm de aluminio y hierro). Los parámetros que determinan de manera significativa la presencia o ausencia de esta especie en los lugares muestreados han sido: el pH, (estableciéndose la violeta en $pH = 6-7$, ligeramente ácidos) y la conductividad, relacionada con parámetros como el hierro y los cloruros.

Los datos de temperatura de 2014-2015 registrados en las localidades altitudinales de estudio muestran unas condiciones climáticas muy severas para la especie, con un descenso de la temperatura media en función de la altitud (Tabla 1; con más de 5 °C de diferencia entre las localida-

des a mayor y menor altitud) y unas oscilaciones de temperatura muy importantes a lo largo del día del año, en especial en el refugio de Altavista (3300m) de 35 °C diaria y 43 °C anual (Tabla 1), y mínimas de temperatura de hasta -13 °C en la localidad de La Rambleta (3500 m, Tabla 1).

Tabla 1. Datos climáticos y edáficos de las localidades de estudio: coordenadas geográficas, altitud, temperatura media anual, y máximos y mínimos anuales, máxima oscilación diaria, contenido en materia orgánica, humedad del suelo, pH y contenido en fósforo y hierro.

Localidad	Cañadas	Montaña Blanca	Refugio de Altavista	La Rambleta
Coordenadas	28 13. 455 N	28 16. 195 N	28 16. 469 N	28 16. 490 N
	16 37455 W	16 36. 938 W	16 37. 789 W	16 38. 768 W
Altitud	2153 m	2732 m	3296 m	3518 m
T. Max. (°C)	30,78	34,05	33,24	24,96
T. Min. (°C)	-5,87	-6,86	-10,91	-13,03
Media (°C)	11,69	10,85	8,34	5,02
Oscilación diaria (°C)	22,25	29,88	35,11	23,19
M. O (%)	(-)	1,76	0,02	0,03
Humedad suelo (%)	(-)	11,63	9,53	12,98
PH	(-)	6,35	6,68	6,54
P2O5 (ppm)	(-)	0	0	0
Fe (ppm)	(-)	103,30	13,70	0,16

Recambio altitudinal en la dinámica de la red de polinización de *V. cheiranthifolia*

Acorde con el patrón descrito en la bibliografía para redes de polinización de alta montaña, el número de especies de cada localidad aumenta al disminuir la cota altitudinal. El número de especies de visitantes florales en cada localidad fue el siguiente: 58 en Montaña Rajada, 75 en Montaña blanca, 41 en El Refugio de Altavista y 8 en La Rambleta. Como patrón general, el número de interacciones totales por localidad disminuyó con la altitud, salvo por un repunte en Montaña Blanca (2400 m: 157, 2700 m: 226, 3300 m: 73, 3500 m: 10). No obstante, para el caso concreto de los visitantes de la violeta del Teide, se aprecia que tanto

el número de interacciones (2400 m: 1, 2700 m: 7, 3300 m: 9, 3500 m: 10) como su importancia en la red de polinización, en cuanto a porcentaje de interacciones respecto al total (2400 m: 0. 63%; 2700 m: 3. 09%; 3300 m: 12. 33%; 3500 m: 100%), aumentaron con la altitud (Figura 2).

La tasa de visitas media que se obtuvo en *V. cheiranthifolia* durante los dos años de censos fue de 0. 28 visitas por flor y por hora de observación. Asumiendo que la flor se mantiene abierta durante unos 10 días y un periodo de actividad de insectos de 6 horas (10:00-16:00), una flor recibiría ≈16,8 visitas de media durante su vida. Un total de 23 especies nativas de insectos visitaron la violeta del Teide, además de *Apis mellifera* y *Bombus ruderatus* (Tabla 2). De todas éstas, el visitante floral más común fue

la abeja *Anthophora alluaudi*, la abeja de la miel *Apis mellifera*, y el sírfido *Scaeva albomaculata*. Durante 2014 y 2015, la tasa de visitas varió entre altitudes ($F_{3,181} = 5.14$, $p = 0.001$; Figura 3a) mostrando el año 2014 más visitas que el 2015 ($F_{3,181} = 4.53$, $p < 0.05$; Figura 3a).

Tabla 2. Visitantes florales de *Viola cheiranthifolia* observados durante el estudio (2012-2015).

	ORDEN	ESPECIE
Hymenoptera	Apidae	<i>Amegilla quadrifasciata</i> (Villers, 1790)
	Apidae	<i>Anthophora alluaudi alluaudi</i> Pérez, 1895
	Apidae	<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758
	Apidae	<i>Bombus canariensis</i> Pérez, 1895
	Apidae	<i>Bombus ruderatus</i> (Fabricius, 1775)
	Apidae	<i>Hylaeus canariensis</i> Erlandsson, 1983
Lepidoptera	Lycaenidae	<i>Cyclirius webbianus</i> (Brullé, 1839)
	Pieridae	<i>Pieris rapae</i> (Linnaeus, 1758)
	Sphingidae	<i>Macroglossum stellatarum</i> (Linnaeus, 1758)
Diptera	Phoridae	<i>Phoridae</i> sp.
	Sirfidae	<i>Scaeva albomaculata</i> (Macquart, 1842)
	Tachinidae	<i>Linnaemyia soror</i> Zimin, 1954
	Tachinidae	<i>Pseudogonia fasciata</i> (Wiedemann, 1819)
	Tachinidae	<i>Nemorilla maculosa</i> (Meigen, 1824)
	Chloropidae	<i>Oscinella</i> sp
Coleoptera	Melyridae	<i>Melyrosoma hirtum</i> Wollaston, 1862
	Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> sp.
	Scraphiidae	<i>Anaspis proteus</i> Wollaston, 1854
	Cicadellidae	<i>Cicadellidae</i> sp.
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Tropistethus seminitens</i> Puton, 1889
	Lygaeidae	<i>Horvathiulus</i> sp.
	Lygaeidae	<i>Macroplax</i> sp.
	Lygaeidae	<i>Aphanus rolandri</i> (Linnaeus, 1758)
	Lygaeidae	<i>Nysius cymoides</i> (Spinola, 1840)
	Anthcoridae	<i>Orius laevigatus</i> (Fieber, 1860)

Éxito reproductivo, grado de autogamia y limitación de polen a lo largo del gradiente altitudinal

El tamaño de los individuos varió entre altitudes, pero no de manera consistente entre años (altitud x año; $\chi^2_1 = 12.08$, $p < 0.01$). En este sentido, en

2012 el tamaño de los individuos aumentó con la altitud ($F_{3,266} = 14.58$, $p < 0.001$), pero en 2013 éste se vio reducido en los dos extremos de distribución de la especie, aunque principalmente a 2400 m (Figura 4a). En 2013, las plantas produjeron más flores que en 2012 (año; $\chi^2_1 = 11.1$, $p < 0.001$), excepto en la localidad a 2400 m, donde ninguna

planta floreció (Figura 4b). La producción de flores dependió principalmente del tamaño de los individuos, encontrándose una interacción significativa entre altitud y tamaño de la planta ($\chi^2_1 = 201$, $p < 0.001$). Las plantas más grandes produjeron más flores en todas las localidades, pero este incremento con el tamaño fue menor en la localidad a mayor altitud (pendiente: 0.01 ± 0.002 , $p < 0.0001$).

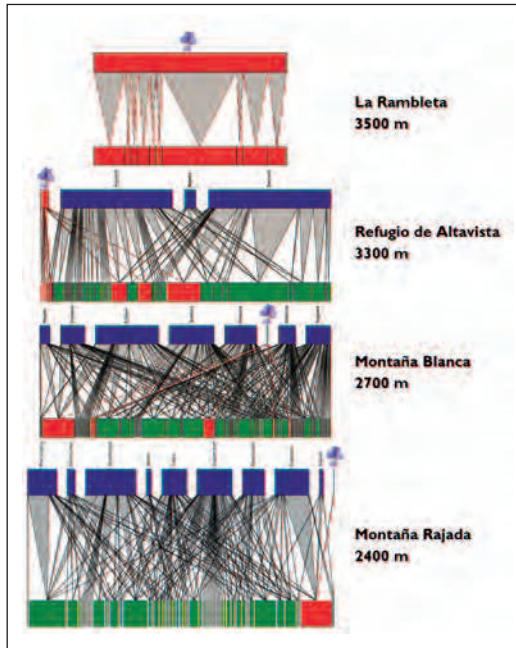


Fig. 2. Redes de polinización en cada una de las localidades altitudinales estudiadas. Las interacciones de *Viola cheiranthifolia* aparecen marcadas en rojo.

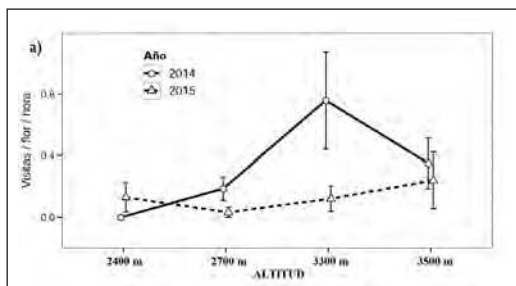


Fig. 3a. Tasa de visitas por flor durante 2014 y 2015 entre localidades altitudinales

El cuajado de frutos fue mayor en 2012 que en 2013 ($\chi^2_1 = 9.62$, $p < 0.01$; Figura 4c), pero éste no varió entre altitudes ninguno de los dos años ($\chi^2_1 = 1.88$, $p > 0.05$; Figura 4c). De todas formas, el modelo detectó que el cuajado de frutos varió principalmente con el tamaño de los individuos en cada altitud (Altitud \times Tamaño; $\chi^2_1 = 19.98$, $p < 0.001$). Mientras que a 2700 y a 3300 m el cuajado de frutos incrementó con el tamaño de los individuos (pendiente: 0.06 ± 0.02), la relación fue negativa a 3500 m (pendiente: -0.03 ± 0.01). El cuajado de semillas, en general, no difirió entre años ni entre localidades (Figura 4d; sólo varió entre años en la población a mayor altitud), y las plantas más grandes produjeron más semillas en todas las localidades (tamaño; $\chi^2_1 = 10.79$, $p < 0.001$).

El estudio de la biología reproductiva mostró que la violeta del Teide necesita de la polinización por insectos, pero al mismo tiempo presenta un alto grado de autofecundación o autogamia (cerca del 50% de los frutos producidos son debidos a autogamia), que le permite asegurar la progenie si la polinización es escasa (Figura 5ab). Además, los resultados indicaron un aumento del grado de autogamia con la altitud, siendo ésta mayor a 3300 m y 3500 m que a 2700 m (Figura 5a), tanto para el cuajado de frutos como para el número de semillas (altitud \times autogamia; $\chi^2_1 = 11.17$, $\chi^2_1 = 15.51$, respectivamente, $p < 0.001$). Curiosamente, la planta solo ha mostrado una débil limitación de polen para el cuajado de frutos (Figura 2, $\chi^2_1 = 6.20$, $p < 0.05$), no incrementada con la altitud (Figura 5cd).

Efecto de la exclusión de herbívoros en *V. cheiranthifolia*

Un alto porcentaje de todos los individuos marcados durante 2012 sufrieron herbivoría. Se observaron importantes diferencias en la

proporción de plantas consumidas por conejos y en la proporción de flores comidas entre altitudes. Mientras que el porcentaje de plantas con síntomas de herbivoría por conejo osciló entre el 25 y el 75 % en las dos poblaciones a menor altitud (2400 y 2700 m), este porcentaje se movió entre el 75 y

el 100% en las poblaciones a mayor altitud (3300 y 3500 m). En cuanto a la florivoría, el porcentaje de flores comidas fue cercano al 70% tanto a 2400 m, como en las dos poblaciones a mayor altitud, mientras que ésta fue menor del 50% en la población de Montaña Blanca (2700 m).

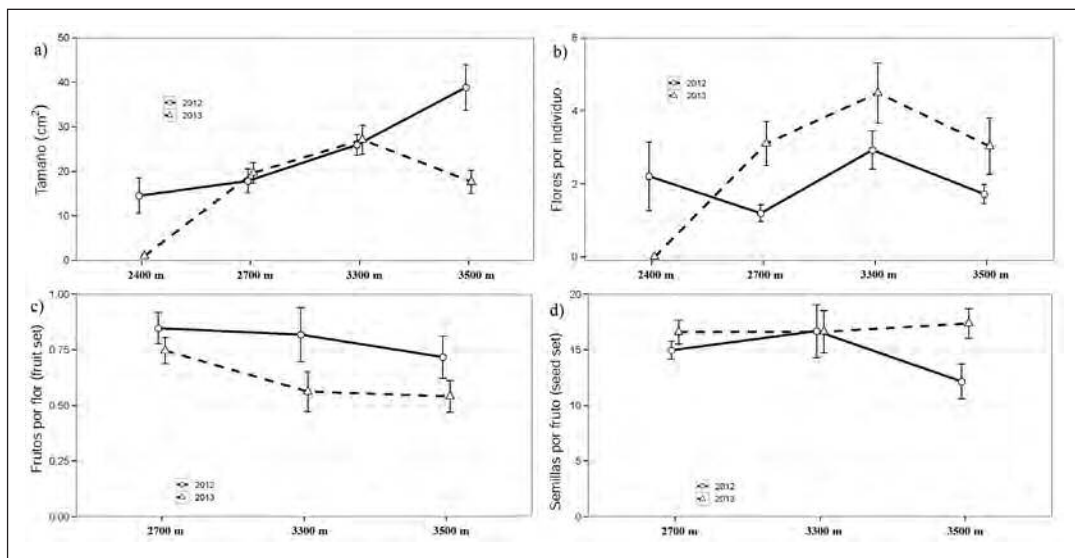


Fig. 4. Rasgos estudiados en *Viola cheiranthifolia* a lo largo del gradiente altitudinal durante 2012 y 2013.

La densidad de plantas de *V. cheiranthifolia* fue mucho más elevada dentro del cercado que fuera (9.05 indiv/m² vs. 0.15 indiv/m²) y la mayoría de variables fueron diferentes entre estos dos emplazamientos. Así, dentro del cercado, las plantas fueron más grandes ($F_{1,52} = 107.3$, $p < 0.001$), mostraron una mayor producción de flores ($\chi^2_1 = 96.08$, $p < 0.0001$; con el tamaño del individuo como covariable; $\chi^2_1 = 686.00$, $p < 0.0001$), mayor cuajado de frutos ($\chi^2_1 = 26.69$, $p < 0.001$) y mayor producción de semillas por fruto ($\chi^2_1 = 32.63$, $p < 0.001$); en cambio, el número de óvulos producidos por flor y la tasa de visitas de polinizadores por flor no difirieron entre plantas protegidas y no protegidas ($F_{1,58} = 0.27$, $p = 0.6$ y $F_{1,94} = 0.04$, $p = 0.84$; respectivamente. Figura 3b).

En cuanto a los tratamientos de polinización analizados comparativamente dentro y fuera del cercado, se apreció que el grado de autogamia (en relación al cuajado de frutos) fue menor dentro del cercado (Figura 5ab) que fuera (Autogamia x exclusión herbívoros; $\chi^2_1 = 21.02$, $p < 0.01$); en cambio, cuando se evaluó el número de semillas por fruto, esa diferencia en el grado de autogamia desapareció. Por otra parte, no se obtuvo un «efecto del cercado» sobre el grado de limitación de polen de las plantas (no interacción), ni para el cuajado de frutos ni para el número de semillas por fruto, no estando limitadas por polen las plantas ubicadas fuera o dentro del cercado, ambas a 3500 m (Figura 5cd).

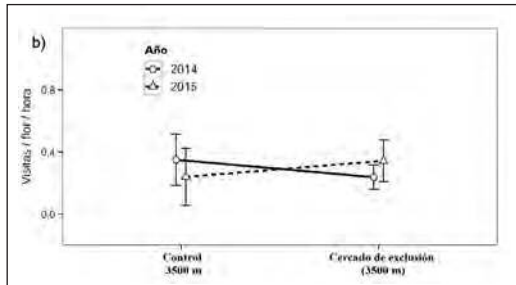


Fig. 3b. Tasa de visitas por flor durante 2014 y 2015 entre plantas dentro y fuera del cercado de exclusión.

DISCUSIÓN

El ecosistema del Parque Nacional del Teide se encuentra constituido por organismos muy particulares y exclusivos, adaptados a un ambiente árido, con suelos ácidos, pobres en materia orgánica y fósforo, y con temperaturas que oscilan entre los -5°C y los 30°C en Las Cañadas, y entre los -13°C y 27°C en el cráter del Teide. La red de polinización del estratovolcán está formada por un total de 100 visitantes flora-

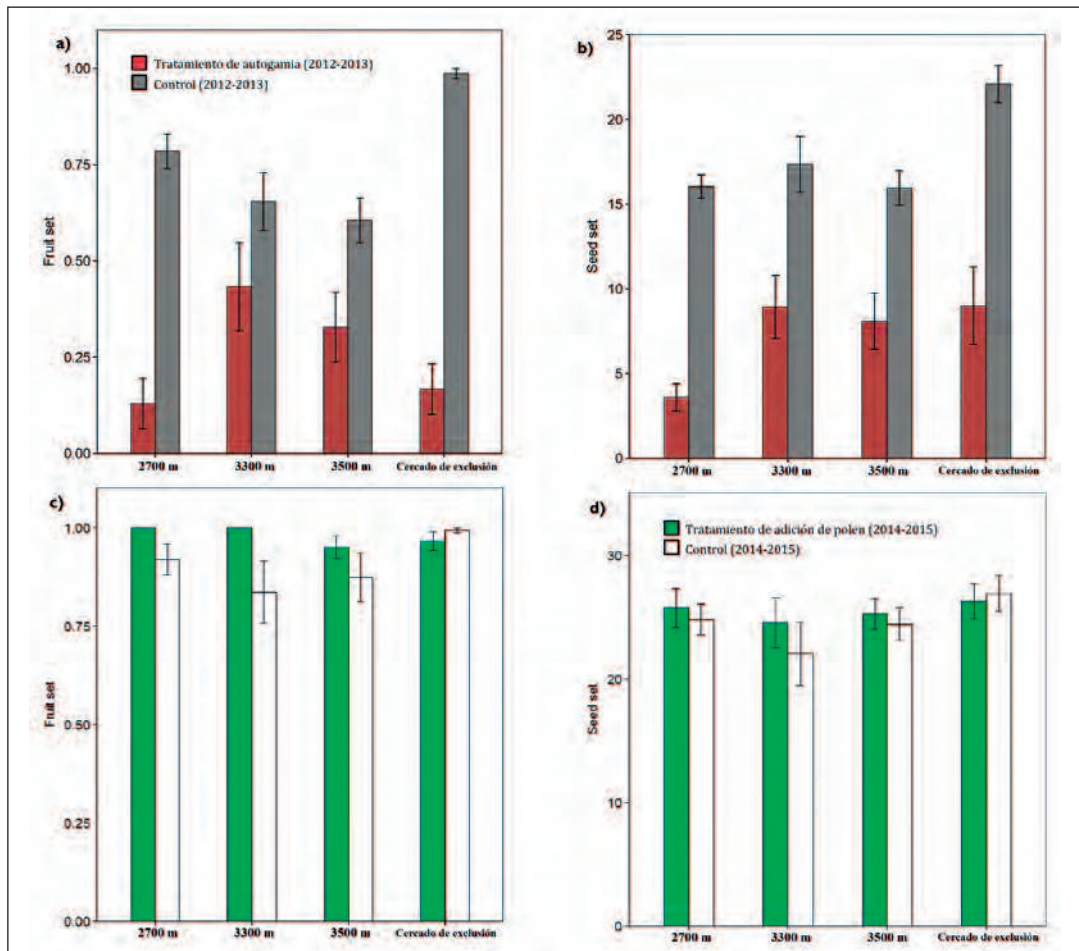


Fig. 5. Tratamientos de autogamia, adición de polen y abiertos a la polinización (control) teniendo en cuenta el número de frutos por flor; y el número de semillas por fruto. Rojo; tratamiento de autogamia durante 2012 y 2013, gris; flores abiertas a la polinización (control) durante 2012 y 2013, verde; tratamiento de adición de polen durante 2014 y 2015, blanco; flores abiertas a la polinización durante 2014 y 2015.

les (sólo 12 pueden considerarse polinizadores *sensu stricto*) y una docena de plantas, volviéndose esta red cada vez más sencilla y frágil a medida que aumenta en altitud, hasta llegar a una única especie (*V. cheiranthifolia*) y ocho visitantes florales en el Pico. La violeta del Teide aumenta su importancia en la comunidad y el número de interacciones totales a medida que aumenta la altitud donde habita, debido a la disminución del número de especies vegetales acompañantes. Esto puede deberse a que las otras especies entomófilas acompañantes, que han presentado un mayor número de interacciones en comparación con la violeta, son más atractivas para los polinizadores.

La tasa de visitas de polinizadores a la violeta del Teide no se redujo con la altitud, incluso observándose una ligera tendencia a aumentar con ésta, y presentó gran variabilidad entre años. Esta variación interanual es atribuible a las condiciones climáticas tan cambiantes en los ecosistemas de alta montaña (TOTLAND 1994; HERRERA 1995).

El tamaño de los individuos aumentó con la altitud en el año 2012, un año inusual ya que prácticamente no se registró ninguna nevada; esto no apoyaría la hipótesis de una limitación de su crecimiento en función de la altitud (KÖRNER 1998). En 2013, sin embargo, el tamaño de los individuos disminuyó en los extremos de la distribución altitudinal de la especie, y en especial en el límite altitudinal inferior. El hecho de que durante el invierno 2012-2013 las nevadas no fueran abundantes (Izaña Meteorological Station; www.ogimet.com) podría explicar estas diferencias. Dos años consecutivos sin nieve en la población de menor altitud debieron limitar mucho la disponibilidad de recursos y, por tanto, el crecimiento de sus individuos; esto a su vez podría explicar la ausencia de plantas reproductoras a 2400 m durante 2013. Esta hipótesis parece corroborarse durante 2016, año en el que en

la población a 2400 m se han podido observar un gran número de individuos reproductores de *V. cheiranthifolia* tras un invierno de abundante nieve en la zona. Por lo tanto, y en consonancia con lo encontrado en otros estudios (GÍMEZ-BENAVIDES *et al.*, 2007), nuestros datos indican que el déficit de agua durante años secos podría amenazar las poblaciones situadas en los extremos inferiores del rango altitudinal de la distribución de la especie. La producción de flores y el cuajado de frutos aumentó con el tamaño de los individuos de manera general, aunque en la localidad a mayor altitud (3500 m) este incremento estuvo más limitado que en las otras poblaciones inferiores. De igual modo, el cuajado de frutos a 3500 m disminuyó con el incremento del tamaño de los individuos, posiblemente debido a las limitaciones que ejercen las condiciones climáticas más severas y la falta de nutrientes en El Pico.

Viola cheiranthifolia mostró una alta capacidad de autofecundación, especialmente en las poblaciones a mayor altitud, donde prácticamente la mitad de los frutos y semillas fueron consecuencia de la autofecundación. Este incremento del grado de autogamia con la altitud es consistente con otros estudios que predicen un aumento del grado de autogamia a altitudes más elevadas (MEDAN *et al.*, 2002; ARROYO *et al.*, 2006). Además, a pesar de que las pocas evidencias de la literatura predicen una disminución de la abundancia de insectos con la altitud (CRUDEN 1972; TOTLAND 1994; MEDAN *et al.*, 2002), no se encontró prácticamente limitación de polen en la especie, ni un aumento de ésta con la altitud. Esto último apoya los resultados de GARCÍA-CAMACHO & TOTLAND (2009), que no encontraron una mayor limitación de polen en las plantas de zonas altas respecto a las plantas de zonas bajas, atribuyéndolo a mecanismos compensatorios como la mayor duración de las flores a mayor altitud. El mayor número de óvulos por flor en los in-

dividuos a 3500 m respecto de los individuos a 2700 m podría considerarse como otro mecanismo de la especie para aumentar la producción de semillas en un ambiente más impredecible (ROSENHEIM et al., 2014).

A pesar de que la violeta del Teide no está limitada por la altitud, ni en su desarrollo ni en su éxito reproductivo, sino que ésta presenta mecanismos compensatorios, su abundancia, crecimiento y éxito reproductivo se vio muy reducido como consecuencia de la presión de herbívora ejercida por el conejo, una especie invasora en el Parque. La herbivoría observada en *V. cheiranthifolia* fue muy importante en todas las localidades, en especial en las zonas más altas, donde la planta es la dominante en la comunidad, afectando a más del 50% de los individuos. Además, el efecto de los conejos disminuyó la abundancia de la especie, además de influir sobre todos los rasgos relacionados con su éxito reproductivo. La importante reducción de biomasa debido a la herbivoría de los conejos debilita de manera importante a los individuos, incrementando su susceptibilidad a otros agentes estresantes, y probablemente reduciendo su longevidad. Por tal motivo, el rebrote de los individuos tras el invierno se ve impedido en muchos casos, posiblemente limitando que acumulen sustancias de reserva en el rizoma subterráneo (sólo se han observado rizomas en las plantas presentes dentro del cercado de exclusión). En este sentido, y de acuerdo a lo que se ha observado dentro del cercado de exclusión, todo parece indicar que esta especie invasora está poniendo en peligro el mantenimiento de esta especie emblemática y clave en el ecosistema, particularmente en las poblaciones inferiores, donde los efectos pueden interactuar con los del cambio climático que reduce la abundancia de nieve, y aumenta por tanto el estrés hídrico y la variabilidad interanual en dicha localidad. Además, a la disminución de la abundancia y el tamaño de la especie producida por el efecto de la herbivoría de los mamíferos introducidos, hay

que sumarle la importante florivoría observada, lo que puede estar afectando a sus interacciones mutualistas con los polinizadores, disminuyendo su atractivo hacia éstos y su capacidad de competir por los polinizadores con las otras especies vegetales acompañantes (HERRERA 2000; HERRERA et al., 2002). A pesar de ello, en este estudio no hemos observado una disminución de la tasa de visitas entre las plantas emplazadas fuera y dentro del cercado, pero sí un aumento del éxito reproductivo asociado al número de flores presentes en los individuos.

Cabe recordar que en general los ecosistemas de islas oceánicas han evolucionado bajo una baja presión herbívora (e. j. VAN VUREN & BOWEN 1999). Por lo tanto, *V. cheiranthifolia* presumiblemente ha perdido o nunca ha desarrollado mecanismos para hacer frente a la herbivoría por mamíferos. De hecho, los conejos en particular, son conocidos como una de las principales amenazas para al menos 30 especies amenazadas y críticas de las Islas Canarias (BAÑARES et al., 2004). En el Parque Nacional del Teide, los efectos negativos del conejo ya han sido registrados en algunas especies (DURBAN 2003; CARQUÉ-ALAMO et al., 2004) y hay claras evidencias de que la vegetación actual del Teide es el resultado de los efectos que están produciendo estos lagomorfos (KYNCL et al., 2006).

Los resultados preliminares de un modelo de distribución predictiva para la violeta prevén una importante reducción de su distribución en los próximos 50 años debido al efecto del cambio climático y a su diversidad genética, al peligrar gravemente las poblaciones genéticamente diferentes del circo de Las Cañadas (Guajara y Pasajirón), quedando previsiblemente recluida al estratovolcán del Teide (RODRÍGUEZ et al., 2017, en preparación). Así, todos estos factores, juntamente con la alta presión herbívora por parte de los conejos, predicen un futuro muy incierto, en un corto periodo de tiempo, para

esta especie. Reducir el efecto de las especies invasoras, mediante campañas de control de conejos y el uso de cercados de exclusión en todas las localidades, además de controlar/impedir el acceso de personas a las poblaciones de violeta (para evitar el subsecuente efecto del pisoteo o de la colecta que también ocasionaron numerosos daños a las poblaciones) son medidas urgentes y esenciales, tanto para restaurar este ecosistema a su estado más natural, como para preservar una especie endémica y tan emblemática del Parque Nacional como es la Violeta del Teide.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Organismo Autónomo de Parques Nacionales, la financiación del proyecto 785/2012. También agradecemos de forma especial la atención y apoyo que nos prestó en todo momento el servicio del Parque Nacional del Teide y la compañía Teleférico del Teide. Jaume Seguí fue financiado por una beca predoctoral del Gobierno Balear (CAIB), cofinanciada por el Fondo Social Europeo (ESF) y Marta López por un programa JAE DOC del Consejo Superior de Investigaciones Científicas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARROYO, M.T.K.; PRIMARCK, R. B. y ARMESTO, J. (1982): Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany* 69: 82-97.
- ARROYO, M.T.K.; ARMESTO, J. y PRIMARCK, R. B. (1985): Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. II. Effects of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Plant Systematics and Evolution* 149: 187-203.
- ARROYO, M.T.K.; MUÑOZ, M. S.; HENRÍQUEZ, C. y TILL-BOTTRAUD, I. (2006): Erratic pollination, high selfing levels and their correlates and consequences in an altitudinally widespread above-tree-line species in the high Andes of Chile. *Acta Oecologica* 30: 248-257.
- BAÑARES, A.; BLANCA, G.; GÜEMES, J.; MORENO, J. C. y ORTIZ, S. (2004): Atlas y Libro Rojo de la Flora Vascular Amenazada de España. Taxones prioritarios. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, Madrid, Spain.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J. y OLESEN, J. M. (2003): The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *PNAS* 100: 9383-9387.
- BEATTIE, A. J. y LYONS, N. (1975): Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): Adaptations and Strategies. *American Journal of Botany* 62: 714-722.
- BERGMAN, P.; MOLAU, U. y HOLMGREN, B. (1996): Micrometeorological impacts on insect activity and plant reproductive success in an alpine environment, Swedish Lapland. *Arctic and alpine research* 28: 196-202.
- CARQUÉ-ÁLAMO, E.; DURBÁN VILLALONGA, M.; MARRERO-GÓMEZ, M.V. y BAÑARES-BAUDET, A. (2004): Influencia de los herbívoros introducidos en la supervivencia de *Stemmacantha cynaroides* (Asteraceae). Una especie amenazada de las islas Canarias. *Vieraea* 32: 97-105.
- CRUDEN, R. (1972): Pollinators in High-Elevation Ecosystems: Relative Effectiveness of Birds and Bees. *Science* 176: 1439-1440.
- DURBAN, M. (2003): La gestión de los herbívoros alóctonos en el Parque Nacional del Teide (Islas Canarias), In Control de Vertebrados Invasores en Islas de España y Portugal. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial del Gobierno de Canarias, Tenerife, Canary Islands.
- ENGLER, R.; RANDIN, C.; THUILLER, W. y DULLINGER, S. (2011): 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global Change Biology* 17: 2330-2341.
- ERIKSEN, B.; MOLAU, U. y SVENSSON, M. (1993): Reproductive strategies in two arctic *Pedicularis* species (*Schrophulariaceae*). *Ecography* 16: 154-166.
- FOSTER, P. (2001): The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth Science Review* 55: 73-106.

- GARCÍA-CAMACHO, R. y TOTLAND, Ø. (2009): Pollen limitation in the alpine: a meta-analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 41: 103-111.
- GIEGER, T y LEUSCHNER, C. (2004): Altitudinal change in needle water relations of *Pinus canariensis* and possible evidence of a drought-induced alpine timberline on Mt. Teide, Tenerife. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 199: 100-109.
- GIMÉNEZ-BENAVIDES, L.; ESCUDERO, A. y IRIONDO, J. M. (2007): Reproductive limits of a late-flowering high-mountain Mediterranean plant along an elevational climate gradient. *New Phytologist*, 173, 367-382.
- GÓMEZ, J. M.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J. Á. y GARCÍA, D. (1996): Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia* 105:236-242.
- GÓMEZ, J. M. y ZAMORA, R. (1999): Generalization vs. specialization in the pollination system of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Ecology* 80: 796-805.
- GOTTFRIED, M.; PAULI, H.; FUTSCHIK, A. y AKHALKATSI, M. (2012): Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature Climate Change* 2: 111-115.
- HERRERA, C. M. (1995): Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology* 76: 218-228.
- (2000): Measuring the effects of pollinators and herbivores : evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81: 2170-2176.
- HERRERA, C. M.; MEDRANO, M.; REY, P. J.; SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M.; GARCÍA, M. B.; GUITIÁN, J. y MANZANEDA, A. J. (2002): Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 16823-16828.
- IPCC. 2007. Climate Change (2007): The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. S. Solomon, D. Qin, M. Manning et al., New York: Cambridge Univ. Press.
- JARNE, P. y CHARLESWORTH, D. (1993): The evolution of the selfing rate in functionally hermaphrodite plants and animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 441-466.
- KASAGI, T. y KUDO, K. (2003): Variations in bumble bee preference and pollen limitation among neighboring populations: comparisons between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) along snowmelt gradients. *American Journal of Botany* 90: 1321-1327.
- KEARNS, C. A. (1992): Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. *American Midland Naturalist* 127:172-182.
- KEARNS, C. A. y INOUE, D. W. (1994): Fly pollination of *Linum lewisii* (Linaceae). *American Journal of Botany* 81: 1091-1095.
- KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. y WASER, N. M. (1998): Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 83-112.
- KLEIN, J. A.; HARTE, J. y ZHAO, X.-Q. (2004): Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters* 7: 1170-1179.
- KYNCL, T.; SUDA, J.; WILD, J.; WILDOVÁ, R. y HERBEN, T. (2006): Population dynamics and clonal growth of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae), a dominant shrub in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*. 186: 97. doi:10.1007/s11258-006-9115-6
- KÖRNER, C. (1998): A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- (2004). Mountain biodiversity, its causes and function. *AMBIO Suppl.* 13: 11-17.
- KÖRNER, C. y SPEHN, E. (2002): Mountain biodiversity: A global assessment. CPL Scientific Publishing Services Limited, Londres.
- LOSEY J. E. y VAUGHAN M. (2006): The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience* 56: 311-323.
- LEUSCHNER, C. (2000): Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants? *Ecology* 81: 1425-1436.

- LOSEY, J.E. y VAUGHAN, M. (2006): The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience* 56: 311-323.
- MCCALL, C. y PRIMARCK, R. B. (1992): Influence of flower characteristics, weather, time of day, and season on insect visitation rates in three plant communities. *American Journal of Botany* 79: 434-442.
- MEDAN, D.; MONTALDO, N. H.; DEVOTO, M.; MANTESE, A.; VASELLATI, V.; ROITMAN, G. G. y BARTOLONI, N. H. (2002): Plant-Pollinator Relationships at Two Altitudes in the Andes of Mendoza, Argentina. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 34: 233.
- MOLAU, U. (2004): Mountain biodiversity patterns at low and high latitudes. *Ambio. Suppl.* 13: 24-28.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B. y KENT, J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- PAULI, H.; GOTTFRIED, M.; DULLINGER, S. y ABDALADZE, O. (2012): Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336: 353-355.
- R. CORE TEAM (2013): R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- ROSENHEIM, J. A.; WILLIAMS, N. M. Y SCHREIBER, S. J. (2014): Parental optimism versus parental pessimism in plants: how common should we expect pollen limitation to be? *Am. Nat.* 184 (1): 75-90.
- STEINBAUER, M. J.; OTTO, R.; NARANJO-CIGALA, A.; BEIERKUHNLEIN, C. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. (2012): Increase of island endemism with altitude - speciation processes on oceanic islands. *Ecography* 35: 23-32.
- TOTLAND, Ø. (1994): Intraseasonal variation in pollination intensity and seed set in an alpine population of *Ranunculus acris* in southwestern Norway. *Ecography* 17: 159-165.
- TORRES-DÍAZ, C.; CAVIERES, L. A. y MUÑOZ-RAMÍREZ, C. (2007): Consequences of microclimate variation on insect pollinator visitation in two species of *Chaetanthera* (Asteraceae) in the central Chilean Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 455-468.
- THUILLER, W.; LAVOREL, S.; ARAUJO, M. B.; SYKES, M. T. y PRENTICE, L. C. (2005): Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS* 102: 8245-8250.
- VAN VUREN, D y BOWEN, L. (1999): Reduced defenses in insular endemic plants: An evolutionary time frame. *Conservation Biology* 13: 211-212.
- WATSON, R. T. y HAEBERLI, W. (2004): Environmental threats, mitigation strategies and high-mountain areas. *Ambio*: 2-10.
- YANG, X. y XU, M. (2003): Biodiversity conservation in Changbai Mountain Biosphere Reserve, northeastern China: Status, problem, and strategy. *Biodiversity and Conservation* 12: 883-903.